УДК 58.009
ББК 28.5.28.53

Ю. С. Отмахов

Развитие однолетника *Schizonepeta annua* (Pall.) Schischk.[1]

Изучено 9 ценопопуляций *Schizonepeta annua* (Pall.) Schischk. в разных эколого-фитоценотических условиях обитания Алтая, Тувы и Монголии. Установлено, что при неблагоприятных по увлажнению годах развитие *S. annua* проходит по типу озимого однолетника (онтобиоморфа с симподиальным типом нарастания); в местообитаниях, при хорошей увлажненности в весенне-летний период по типу ярового однолетника с детерминированным ростом (онтобиоморфа с моноподиальным типом нарастания). Межпопуляционная изменчивость биометрических показателей *S. annua* колеблется в широких пределах и зависит от погодных условий конкретных местообитаний.

***Ключевые слова*:** популяционная биология, экология растений, *Schizonepeta annua*, онтогенез.

Y. S. Otmakhov

Development of an annual *Schizonepeta annua* (Pall.) Schischk.

Nine coenopopulations of *Schizonepeta annua* (Pall.) Schischk. were studied in different ecological-phytocoenotic conditions of habitats of Altai, Tuva and Mongolia. It is stated that in unfavourably wet conditions the development of *S. annua* takes place as in the case of an annual plant (monopodial type); in dry conditions of habitats – as in the case of a biannual plant (sympodial type). Interpopulation variability of biometric indicators of *S. annua* changes greatly and depends on weather conditions of certain habitats.

Key words: population biology, plant ecology, *Schizonepeta annua*, ontogenesis.

Особое внимание к изучению биологии малолетних растений мотивируется рядом причин: малолетники – это наиболее эволюционно продвинутая пластичная жизненная форма, замыкающая редукционные ряды жизненных форм в различных таксонах, и к тому же малолетники являются рекордсменами по темпам образования биомассы, способными перейти к репродукции практически в любой момент онтогенетического развития [8].

Объект исследования *Schizonepeta annua* (Pall.) Schischk. – эндемик Алтае-Саянской горной страны, ксеропетрофит [4]. Главный побег 9…40 см высотой, интенсивно ветвится в базальной части; листья черешковые, до 4…4,5 см длиной и 3 см шириной. Соцветие плотный колосовидный тирс, состоящий из супротивно расположенных двойных дихазиев длиной до 12 см длиной. Чашечка цветков 5…6 мм длиной, с косым зевом. Эремы темно-бурые, продолговатые, с округлой верхушкой и острым основанием, 1,5…1,6 мм длиной, 0,6…0,7 мм шириной. Цветет в июле-августе, плодоносит во второй декаде августа [6].

Растения *S. annua* применяют как отхаркивающее средство, при болезнях дыхательной системы (пневмония, плеврит), при болезнях органов пищеварения, при болезнях репродуктивной системы (лейкоррея, эндометрит), при раке желудка. В эксперименте эфирное масло *S. annua* проявляет антибактериальную и антимикотическую активность, служит источником для получения тимола [1].

Целью данной работы было определить влияние условий произрастания на развитие *S. annua*.

Материалы и методы. При описании онтогенеза использованы общепринятые методики [11; 13]. Сбор полевого материала производился в 2002–2004 гг. Растительные сообщества описаны по общепринятым геоботаническим методикам [10]. Названия так-

[1] Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 08-04-00329-а.

сонов приводятся в соответствии со сводкой С. К. Черепанова [14]. Межпопуляционную и внутрипопуляционную изменчивость изучали по основным биометрическим показателям 25–30 особей средневозрастного онтогенетического состояния. Статистическая обработка экспериментальных данных проведена с использованием параметрических критериев, оценки дескриптивных статистик и проверки нормальности распределения [2]. Уровни изменчивости биометрических признаков оценивали в соответствии с эмпирической шкалой, разработанной С. А. Мамаевым [7].

В разных эколого-фитоценотических условиях республик (Алтай, Тыва и Монголия) исследовано 9 ценопопуляций (ЦП). Общее проективное покрытие сообществ невысокое и составляет 15–35 %, проективное покрытие *S. annua* также невысокое (1–2 %). Практически все изученные сообщества подвержены выпасу. Ценопопуляции расположены на склонах преимущественно южной экспозиции. Несмотря на то, что климат Алтая, Тувы, Западной Монголии характеризуется как резко континентальный, районы, где была изучена *S. annua*, отличаются почвенно-климатическими условиями. Для ценопопуляций на Алтае и в Туве характерен сухой и холодный климат с малоснежной зимой, поздней и холодной весной и прохладным летом, глубокое залегание грунтовых вод и хорошая просачиваемость грунта, вследствие чего дождевая влага не задерживается в верхних слоях горизонта [4]. Одна ценопопуляция, собранная в Монголии, расположена также в благоприятных по увлажнению условиях.

Результаты и их обсуждение. Экологическая амплитуда по градиенту увлажнения определена на основе 90 геоботанических описаний лаборатории геоботаники и экологии ЦСБС СО РАН на экологической шкале И. А. Цаценкина [12]. Установлено, что экологические условия обитания *S. annua* по обеспеченности влагой относятся к среднестепному типу увлажнения (41,3…51,1 ступеней). Экологический оптимум вида, определяемый, как медиана экологической амплитуды, находится в градиенте разнотравно-дерновинно-злаковых степей (45,6 ступеней) В соответствии с классификацией А. Ю. Королюка [3] по градиенту увлажнения, изученные ценопопуляции относятся к трем группам:

– группа сухих полынно-дерновинно-злаковых степей (ступени 41–44)

ЦП 1. Республика Тыва, Овюрский район, окр. с. Саглы. Основу травостоя в злаково-разнотравной степи образуют *Stipa glareosa* P.A. Smirn., *Artemisia frigida* Willd.. В нижнем ярусе высотой 15-20 см растут *Potentilla acaulis* L., *Potentilla bifurca* L.

ЦП 2. Республика Алтай, Кош-Агачинский район, окр. с. Тобелер. Ценопопуляция исследована в средней части восточного склона в опустыненной злаково-разнотравной степи. Доминируют *Stipa krylovii* Roshev., *Agropyron cristatum* (L.) see Palisot, *Kochia prostrata* (L.) Schrad.

– группа разнотравно-дерновинно-злаковых степей (ступени 44–48)

ЦП 3. Республика Тыва, Барун-Хемчинский район, окр. п. Ак-Довурак. Доминирующими видами в злаково-разнотравной степи являются *Artemisia dracunculus* L., *Dracocephalum fruticulosum* Stephan, *Elytrigia repens* (L.) Nevski.

ЦП 4. Республика Монголия, Провинция Ховд, окр. п. Толбо. В опустыненной злаково-разнотравной степи доминируют *Stipa krylovii* Roshev., *Teloxys aristata* (L.) Moq., *Potentilla acaulis* L. Ценопопуляция расположена на плакорной поверхности, где происходит сохранение снежного покрова и как результат – сохранение значительного количества осадков.

ЦП 5. Республика Тыва, Могун-Тайгинский район, окр. п. Кызыл-Хая, дол. р. Шара-Харагай. Злаково-разнотравная степь характеризуется разреженным кустарниковым ярусом, образованным *Caragana pygmaea* (L.) DC. Доминирует *Stipa krylovii* Roshev., *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Artemisia rutifolia* Stephan ex Spreng.

ЦП 6. Республика Тыва, Могун-Тайгинский район, окр. п. Кызыл-Хая, дол. р. Устю-Ыйматы. Травостой злаково-разнотравной степи развит хорошо. В нем доминируют *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Stipa glareosa* P.A. Smirn., *Oxytropis tragacanthoides* Fisch.

ЦП 7 Республика Тыва, Улуг-Хемский район, окр. г. Шагонар. Ценопопуляция изучена в злаково-разнотравной степи. Травостой разрежен. Доминанты: *Stipa orientalis* Trin., *Artemisia rutifolia* Stephan ex Spreng.. У этой ценопопуляции значительное влияние на развитие растений оказывает близость Енисея. *S. annua* произрастает у подножья склона, где улучшению водного режима благоприятствуют весенние паводковые воды, накопление снега и близкое залегание грунтовых вод.

– группа богато разнотравно-дерновинно-злаковых степей (ступени 48–52)

ЦП 8. Республика Тыва, Тес-Хемский район окр. п. Холь-Оожу. Ценопопуляция изучена в разнотравной степи. Доминируют *Neopallasia pectinata* (Pall.) Poljakov, *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Stipa orientalis* Trin.

ЦП 9. Республика Тыва, Могун-Тайгинский район, окр. п. Кызыл-Хая, дол. р. Алдыы-Ыйматы. Ценопопуляция изучена в злаково-разнотравной степи. Основной верхний ярус составляют *Poa botryoides* (Trin. ex Griseb.) Kom., *Elytrigia repens* (L.) Nevski. Нижний ярус (10–15 см) формирует низкорослое разнотравье и ксерофильные полукустарнички: *Potentilla bifurca* L., *Stellaria dichotoma* L., *Thymus mongolicus* (Ronniger) Ronniger, *Oxytropis tragacanthoides* Fisch.

Сообщества, как правило, приурочены к опустыненным и каменистым вариантам настоящих степей. Вид растет на скалистых и щебнистых склонах гор, шлейфах, осыпях, по песчано-галечниковым берегам рек и днищам сайров. Встречается, как правило, на высоте 1000–2000 м над уровнем моря. По отношению к почвенному режиму предпочтение остается за богатыми почвами песчаного или глинистого гранулометрического состава (13,3…14,4 ступеней).

Развитие *S. annua* происходит по типу полурозеточных растений, для которых характерно образование розеточного побега в начале онтогенеза, а затем на генеративном побеге развиваются удлиненные междоузлия и листья, отличающиеся по форме от розеточных [8].

В ходе изучения онтогенеза у *S. annua* выделено 3 периода и 7 онтогенетических состояний. У особей *S. annua* онтогенез завершается в жизни одной особи при полном отсутствии вегетативного размножения, отсутствует также постгенеративный период, длительность существования семенной особи – 3…12 месяцев.

Плод (se) – ценобий, четырехкамерный, удлиненной цилиндрической формы, содержит 4 эрема. Эремы мелкие, 1 мм длиной, 0,4…0,5 мм шириной. Их форма продолговатая, с закругленной верхушкой и острым основанием; поверхность мелкобугорчатая, покрыта маслянистым налетом. Эрем имеет три продольно ярко выраженные грани, бока слегка ямчатые. Окраска черная. Прорастание надземное, наблюдается во второй половине лета. Масса 1000 семян 0,22…0,24 г. Энергия прорастания, определенная в лабораторных условиях, составляет 87–91 %. Лабораторная всхожесть 93–95 %. Полевая всхожесть 75–79 %. Ослизнение семян происходит через 20 мин. Прорастают семена на второй день.

Проростки (p) – однопобеговые растения с 2 семядольными листьями. Семядоли овальной формы, на коротких черешках, зеленые. Край листовой пластинки ровный. Растение густо опушено белыми железистыми волосками. Гипокотиль хорошо выражен, эпикотиль развит слабо. Главный корень до 2,5 см длиной. Длительность состояния от 7 до 20 дней.

Ювенильные особи (j) имеют один розеточный побег, несущий 3–4 пары листьев. Листья густо опушены с обеих сторон отстоящими белыми железистыми волосками. Главный корень длиной 5–8 см слабо ветвится до боковых корней первого порядка. Продолжительность состояния до двух месяцев.

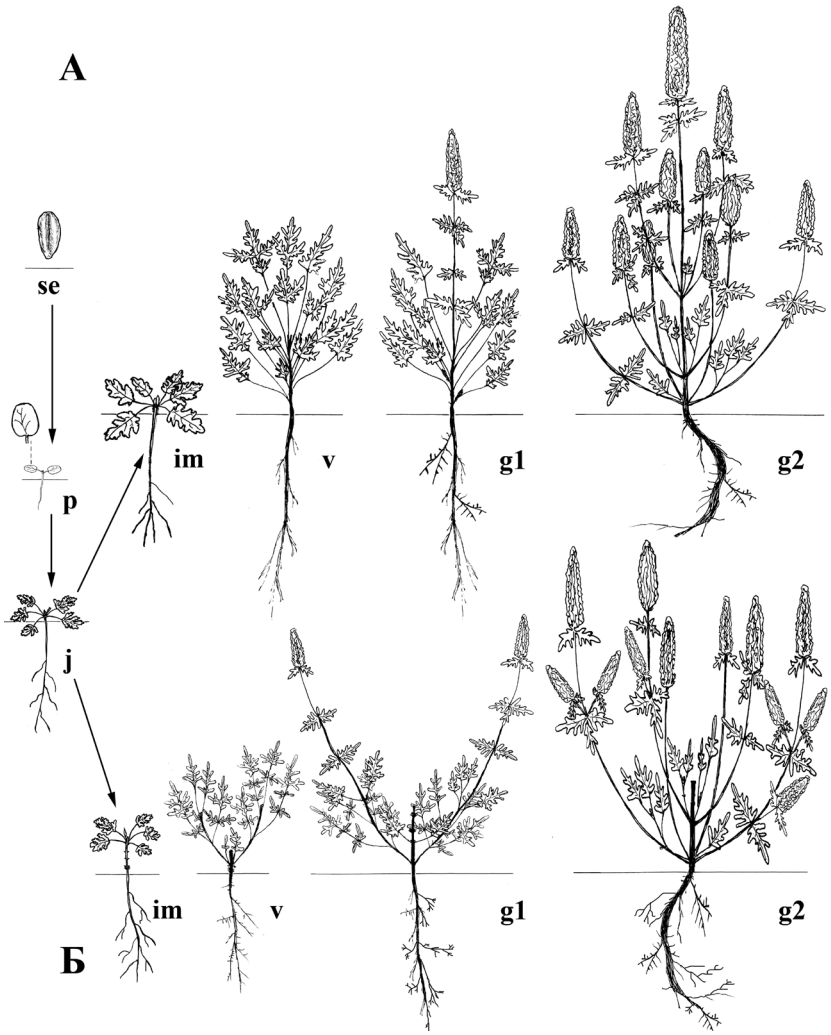

Рис. Онтогенез *S. annua*:
А – с моноподиальным типом нарастания; Б – с симподиальным типом нарастания

При исследовании у *S. annua* выявлена морфологическая поливариантность онтогенеза. В настоящее время принято считать, что этот тип поливариантности обеспечивает компенсационные механизмы для самоподдержания популяций [13]. Так как в онтогенезе изменяется морфологическая структура особи, то М. Т. Мазуренко [5] предложила понятие «онтобиоморфа», под которым понимается биоморфа определенной стадии онтогенеза. В онтогенезе растения биоморфа видоизменяется, не нарушая целостности и индивидуальности организма.

Начиная с имматурного состояния, у однопобеговых особей формируется 2 онтобиоморфы с разными типами побегов: верхнерозеточным или розеточным, несущими 3–6 пар длинночерешковых листьев, длина которых достигает 1,1…1,5 см, ширина 0,9…1,2 см. Длина междоузлий верхнерозеточного побега составляет 2…5 мм, число междоузлий 3…4. Верхнерозеточный побег к переходу в виргинильное состояние отмирает на уровне 2–3 метамеров, и моноподиальное нарастание особи сменяется на симподиальное. Побеги возобновления (5–10 шт.) развиваются из почек возобновления, расположенных пазухе отмерших листьев. Особи с розеточным побегом нарастают моноподиально. Дальнейшее развитие происходит следующим образом:

– по типу ярового однолетника с детерминированным ростом однолетника (рис. А), у которого за один вегетационный сезон проходят все стадии онтогенеза. До генеративного

состояния особи имеют один розеточный побег. В генеративном периоде из пазух листьев в зоне обогащения развиваются многочисленные побеги – паракладии. Длительность существования семенной особи – 3 месяца;

– по типу озимого однолетника (рис. Б). У виргинильных особей верхушечная почка главного побега отмирает и моноподиальное нарастание сменяется на симподиальное. На второй год на уровне 2–3 метамеров отрастает большое число паракладий. Длительность существования семенной особи 12 месяцев [9].

Структурную основу вида составляют популяции, каждая из которых содержит в себе часть генофонда вида и характеризуется большей или меньшей внутрипопуляционной и межпопуляционной изменчивостью [7].

При изучении межпопуляционной изменчивости биометрических показателей средневозрастных генеративных особей *S. annua* установили следующее:

– в сухих полынно-дерновинно-злаковых степях (ЦП 1, 2) отмечена высокая плотность (10,7…51,8 особей/м^2). Это происходит благодаря высокому количеству осадков, выпавших в предшествующий год. В этих условиях отмечены самые минимальные средние значения биометрических показателей. Так, средняя высота растений составляет 11,3 и 13,0 см соответственно (табл.). Уровень изменчивости биометрических показателей находится в пределах от среднего до очень высокого (*Cv* = 17,3–57,0%; где *Cv* – коэффициент вариации). Средний уровень изменчивости отмечен для длины корня (*Cv* = 17,3 %), повышенный – для числа цимоидов в соцветии (*Cv* = 28,3 %); высокий – для числа цветков в цимоидах (*Cv* = 30,4 %); остальные биометрические показатели имеют очень высокий уровень изменчивости;

– в разнотравно-дерновинно-злаковых степях (ЦП 3–7) плотность составляет 1,8…4,7 особей/м^2. Высокие средние значения биометрических показателей отмечены в ценопопуляции злаково-разнотравной степи Монголии (ЦП 4); так, средняя высота растений составляет 32,8 см, в этих же условиях развивается большее число паракладий – 39,6 шт. Также в благоприятных по увлажнению условиях в ЦП 7 развиваются максимальные численные и метрические показатели: высота растений до 48,7 см, число паракладий до 60 шт., длина соцветия до 19,5 см и др. (табл.). В этих популяциях (ЦП 4, 7) низкие популяционные показатели; так, плотность составляет 1,8…2,4 шт./м^2. При засушливых условиях Тувы (ЦП 3, 5, 6) средняя высота растений небольшая и составляет 13,3 и 12,9 см соответственно, число паракладий 7,6 и 5,9 шт. И другие биометрические показатели так же указывают на низкие организменные признаки. Плотность составляет 3,8…4,7 особей/ м^2. Изменчивость биометрических показателей находится в пределах от повышенного до очень высокого уровня (*Cv* = 25,7–114,3 %). Повышенным уровнем изменчивости обладает число цветков в цимоидах (*Cv* = 25,7 %) и длина корня (*Cv* = 26,5 %). Высокий уровень изменчивости отмечен у длины междоузлий (*Cv* = 32,0 %). Остальные биометрические показатели имеют очень высокую изменчивость;

– в богато разнотравно-дерновинно-злаковых степях Тувы (ЦП 8, 9) плотность особей наиболее вариабельна; так, в ЦП 8 она составляет 1,7 особей/м^2, а в ЦП 9–14,0 особей/ м^2; средняя высота растений составляет 17,6 и 15,0 см соответственно. Отмечено значительное число цветков в цимоидах (среднее 3,8 и 4,2 шт.) и число паракладий (среднее 13,4 и 12,6 шт.). Уровень изменчивости биометрических показателей находится в пределах от среднего до очень высокого (*Cv* = 18,4–45,8 %). Средний уровень изменчивости отмечен для числа цимоидов в соцветии (*Cv* = 18,4 %). Повышенным уровнем изменчивости обладают четыре биометрических показателя: высота генеративного побега (*Cv* = 22,1 %), число цветков в цимоидах (*Cv* = 26,5 %), длина корня (*Cv* = 23,1 %), масса растения (*Cv* = 21,1 %). Высокий уровень отмечен для длины междоузлия (*Cv* = 32,9 %). Очень высокий уровень: у числа паракладий (*Cv* = 43,0 %) и длины тирса (*Cv* = 45,8 %).

Таблица

Биометрические показатели средневозрастных генеративных особей *S. Annua*

№ ЦП	Hг.п.	Lм.г.2↓	Nп.	Lс.	Nц.	Nцв.	Lк.	Mр.
1	8,5 – 14,7 / 11,3(0,72)	0,9 – 1,8 / 1,2(0,08)	32,0 – 54,0 / 39,6(2,36)	0,9 – 2,1 / 1,5(0,10)	6,0 – 10,0 / 7,6(0,47)	3,0 – 6,0 / 3,8(0,31)	4,3 – 7,2 / 5,2(0,29)	10,2 – 32,3 / 18,0(2,19)
2	8,1 – 17,0 / 13,0(0,84)	1,0 – 2,0 / 1,4(0,12)	5,0 – 9,0 / 6,5(0,38)	3,0 – 5,0 / 3,9(0,19)	5,0 – 11,0 / 8,1(0,54)	3,0 – 5,0 / 3,5(0,21)	7,0 – 12,0 / 9,6(0,57)	2,1 – 4,8 / 3,6(0,26)
3	8,9 – 28,1 / 16,3(2,11)	0,9 – 1,7 / 1,3(0,08)	2,0 – 6,0 / 3,8(0,34)	1,2 – 2,3 / 1,6(0,10)	6,0 – 12,0 / 9,1(0,59)	3,0 – 6,0 / 4,1(0,30)	4,2 – 7,8 / 5,6(0,38)	2,0 – 3,9 / 2,9(0,21)
4	29,6 – 36,4 / 32,8(0,66)	2,6 – 3,8 / 3,2(0,14)	2,0 – 6,0 / 3,1(0,39)	7,2 – 12,3 / 9,6(0,49)	8,0 – 16,0 / 10,5(0,90)	4,0 – 8,0 / 5,1(0,41)	7,4 – 11,9 / 9,9(0,49)	1,8 – 3,8 / 2,7(0,21)
5	9,5 – 15,9 / 13,3(0,65)	1,3 – 2,8 / 1,9(0,17)	6,0 – 12,0 / 7,6(0,55)	2,8 – 4,8 / 3,9(0,22)	7,0 – 10,0 / 7,8(0,31)	3,0 – 7,0 / 3,9(0,43)	5,7 – 9,1 / 7,3(0,33)	2,1 – 4,7 / 3,3(0,23)
6	8,4 – 16,5 / 12,9(0,89)	1,6 – 3,1 / 2,0(0,14)	4,0 – 8,0 / 5,9(0,46)	2,5 – 5,1 / 3,3(0,27)	6,0 – 10,0 / 7,8(0,42)	3,0 – 6,0 / 3,7(0,32)	5,4 – 9,7 / 7,4(0,33)	2,5 – 4,1 / 3,2(0,16)
7	33,2 – 48,7 / 42,8(1,40)	1,8 – 3,0 / 2,3(0,11)	22,0 – 60,0 / 37,2(4,15)	10,6 – 19,5 / 14,7(0,82)	44,0 – 78,0 / 61,0(3,60)	3,0 – 6,0 / 3,4(0,29)	7,0 – 12,0 / 9,6(0,57)	5,5 – 32,2 / 17,5(3,14)
8	14,5 – 21,4 / 17,6(0,59)	1,3 – 3,4 / 2,1(0,21)	8,0 – 18,0 / 13,4(1,07)	3,6 – 5,4 / 4,5(0,19)	7,0 – 10,0 / 8,5(0,29)	3,0 – 5,0 / 3,8(0,28)	7,1 – 12,2 / 9,6(0,56)	7,1 – 31,1 / 17,7(2,86)
9	12,2 – 17,9 / 15,0(0,63)	1,3 – 3,2 / 2,0(0,19)	5,0 – 20,0 / 12,6(1,48)	2,5 – 5,6 / 3,8(0,28)	7,0 – 12,0 / 8,4(0,51)	3,0 – 6,0 / 4,2(0,31)	5,4 – 9,4 / 7,5(0,35)	5,5 – 32,2 / 17,5(3,14)

Примечание: **Hг.п.** – высота генеративного побега, см; **Lм.г.2↓** – длина междоузлия, см; **Nп.** – число паракладий, шт.; **Lс.** – длина соцветия (тирса), см; **Nц.** – число цимоидов в соцветии, шт.; **Nцв.** – число цветков в цимоидах, шт.; **Lк.** – длина корня, см; **Mр.** – масса растения, г; **в числителе** – минимум/максимум; **в знаменателе** – среднее значение (ошибка среднего значения).

Анализ полученных биометрических данных показывает, что показатели всех изученных признаков особей в богато разнотравно-дерновиннозлаковых степях (ЦП 8, 9) и в сообществах при хороших погодных условиях по увлажнению (ЦП 4, 7) достоверно больше ($t > 4{,}36$ при $t_{0,05}=2{,}101$; где t – критерий Стьюдента), чем в сухих полынно- и разнотравно-дерновиннозлаковых степях (ЦП 1-3, 5, 6, 8). Таким образом, в более благоприятных условиях для роста (более влажный климат и близкое залегание грунтовых вод, периодичность распределения осадков) развиваются более крупные особи с большим числом паракладий в соцветии.

Таким образом, онтогенез *S. annua* завершается в жизни одной особи при полном отсутствии вегетативного размножения и проходит по двум типам: 1) по типу озимого однолетника (онтобиоморфа с симподиальным типом нарастания). Длительность существования семенной особи 12 месяцев; 2) по типу ярового однолетника с детерминированным ростом (онтобиоморфа с моноподиальным типом нарастания). Длительность существования семенной особи 3 месяца.

Экологическая амплитуда по градиенту увлажнения относится к среднестепному типу увлажнения (41,3…51,1 ступеней). Экологический оптимум *S. annua* по увлажнению находится в градиенте разнотравно-дерновинно-злаковых степей (45,6 ступеней). Межпопуляционная изменчивость биометрических показателей *S. annua* колеблется в широких пределах и в большей степени зависит от погодных условий конкретных местообитаний.

Список литературы

1. Дикорастущие полезные растения России / отв. ред. А. Л. Буданцев, Е. Е. Лесиовская. СПб.: СПХФА, 2001. С. 350–351.

2. Зайцев Г. Н. Математический анализ биологических данных. М.: Наука, 1991. 184 с.

3. Королюк А. Ю. Модель сопки – метод анализа структуры растительного покрова // Растительность России. СПб.: Бот. ин-т им. В. Л. Комарова РАН, 2008. № 13. С. 117–122.

4. Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск: Наука, 1960. 450 с.

5. Мазуренко М. Т. Рододендроны Дальнего Востока, структура и морфогенез. М.: Наука, 1980. 232 с.

6. Малышев Л. И. Семейство Lamiaceae (Labiatae) – Яснотковые (Губоцветные). Род *Schizonepeta* (Bentham) Briq. // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1997. Т. 11. С. 167–168.

7. Мамаев С. А. Закономерности внутривидовой изменчивости лиственных древесных пород. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1975. 140 с.

8. Марков М. В. Популяционная биология розеточных и полурозеточных малолетних растений. Казань: Казанский ун-т, 1990. 188 с.

9. Отмахов Ю. С. Онтогенез Схизонепеты однолетней Schizonepeta annua (Pall.) Schischk // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: материалы III Междунар. науч. конф., посвящ. 120-летию Гербария им. П. Н. Крылова. Томск: Изд-во ТГУ, 2005. С. 145–146.

10. Полевая Геоботаника. М.; Л.: АН СССР, 1964. Т. 3. 531 с.

11. Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. М.: Наука, 1975. № 2. С. 7–34.

12. Цаценкин И. А. Экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных и равнинных районов Средней Азии, Алтая и Урала. Душанбе: Дониш, 1967. 225 с.

13. Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 217 с.

14. Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.